昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, November 2012, 55(11): 1272－1281 ISSN 0454-6296

木瓜榕传粉榕小蜂雌蜂触角感器的分布和超微形态

李宗波[1]，杨 培[2]，彭艳琼[2]，杨大荣[2,*]
（1. 西南林业大学林学院，云南省森林灾害预警与控制重点实验室，昆明 650224；2. 中国科学院西双版纳热带植物园，昆明 650223）

摘要：为探索木瓜榕传粉榕小蜂 *Ceratosolen emarginatus* 寄主定位机制，应用扫描电镜和透射电镜观察了其雌蜂触角感器的类型、分布和超微形态。结果显示：木瓜榕传粉榕小蜂雌蜂触角呈膝状，由柄节、梗节和 11 个鞭小节组成的鞭节组成，第 3 鞭小节着生一坚固的脊骨突。触角上共发现 7 类 11 种感器，分别为毛形感器、刺形感器、锥形感器(包括单孔形和多孔形)、多孔板形感器(包括长形和圆形)、腔锥形感器(分为 3 种类型)、栓锥形乳突状感器、角锥形感器。结合表面特征和内部结构，锥形感器、多孔板形感器、栓锥形乳突状感器和腔锥形感器类型 1 为有孔型，为化学感器；无孔型的毛形感器和刺形感器是机械感器，但腔锥形感器类型 2 和 3 为本体感器或湿热压力感器；最为特异的为角锥形感器，其厚壁无孔，逆向触角主轴，为该科昆虫所特有，推测可防止传粉榕小蜂进入榕果时滑脱。这些结果将有助于理解木瓜榕传粉榕小蜂特异性行为，并为下一步开展电生理研究，揭示其信息化学物质利用和分配模式奠定基础。

关键词：木瓜榕传粉榕小蜂；传粉者；寄主定位；触角；感器；超微形态；超微结构
中图分类号：Q964 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2012)11-1272-10

Distribution and ultramorphology of antennal sensilla in female *Ceratosolen emarginatus* Mayr (Hymenoptera: Agaonidae), a specific pollinator of *Ficus auriculata*

LI Zong-Bo[1], YANG Pei[2], PENG Yan-Qiong[2], YANG Da-Rong[2,*] (1. Yunnan Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control, College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China)

Abstract: The female parasitoids can sense host-plant odour via sensilla on the antennae, but little information is available on agaonid antennae. To explore the host location of *Ceratosolen emarginatus* Mayr (Hymenoptera: Agaonidae), experiments were designed to examine the types, distribution and ultramorphology of antennal sensilla in female adults of *C. emarginatus* and to determine the putative functions of the identified sensilla using scanning electron microscopy and transmission electron microscopy techniques. The results indicated that the geniculate antennae of female *C. emarginatus* are comprised of a basal scape, pedicel, and a long threadlike flagellum which is composed of 11 flagellomeres, but the third flagellomere bears a spine-like expansion. Eleven sensillar types were found and described on the antennae of female *C. emarginatus*. Of the identified sensillar types, uniporous and multiporous basiconic sensilla, elongated and rounded multiporous placoid sensilla, basiconic capitate peg sensilla and coeloconic sensilla type 1 are porous and may be involved in perception of host chemical cues. However, the aporous trichoid sensilla and chaetica sensilla may have mechanosensory functions, while the coeloconic sensilla type 2 and 3 may be involved in proprioception, thermo-hygroreception or pressure reception. Here, the specific sensilla, sensilla obscura, are thick, aporous, and aligned with the longitudinal antennal axis toward the scape. Sensilla obscura should be regarded as mechanoreceptors that may help pollinators to move through fig ostiole. The results will be helpful for understanding the specific behavioral characteristics of *C. emarginatus*. In addition, the detailed knowledge of antennal morphology may serve as a prerequisite for future electrophysiological tests in order to draw a chemical mediation and partition in fig-wasp communities.

基金项目：国家自然科学基金项目(31100279, 30970403, 30970439)；云南省重点学科森林保护学项目(XKZ200905)
作者简介：李宗波，男，1979 年生，河南新乡人，博士，讲师，研究方向为化学生态和昆虫生态与害虫治理，E-mail: lzb226@gmail.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn
收稿日期 Received: 2012-04-06；接受日期 Accepted: 2012-10-25

Key words: *Ceratosolen emarginatus*; pollinator; host location; antennae; sensilla; ultramorphology; ultrastructure

榕树[桑科(Moraceae)榕属 *Ficus*]与其传粉榕小蜂[小蜂总科(Chalcidoidea)榕小蜂科(Agaonidae)]形成专性的育幼传粉繁殖系统(Dufaÿ and Anstett, 2003)，榕树为传粉榕小蜂提供繁育场所，传粉榕小蜂为榕树传粉，两者彼此依赖，互惠共生。榕树为热带雨林地区一类关键物种，花序为隐头花序(inflorescence)，呈椭圆形、坛形或梨形的果状，俗称隐头果(syconium)或榕果(fig)，榕果顶端具唯一与外界联系的通道——苞片口(ostiole)。榕果具雌花前期、雌花期、间花期、雄花期和成熟期 5 个发育阶段，仅雌花期榕果苞片口会微微打开，并释放特异性挥发物引诱传粉榕小蜂进入果腔(Hossaert-McKey *et al*., 1994; Gibernau *et al*., 1998; 陈春等, 2004; Hossaert-McKey *et al*., 2010)。进入果腔的传粉榕小蜂产卵或传粉，每个雌性小花仅产一个卵，卵孵化后即取食该小花的胚乳完成个体发育，幼虫为典型的孤立发育型(Powell and Poppy, 2001)。由于榕树榕果株内发育具有高度的同步性(Wiebes, 1979)，迫使刚羽化的传粉榕小蜂必须离开母树(natal tree)，经一段距离的飞行(Harrison and Rasplus, 2006)，加之雌花期和传粉榕小蜂寿命均较短(Kjellberg *et al*., 1988)，传粉榕小蜂必须快速识别适宜寄主及相应的时期。从中可看出，引诱信号的释放与接收确保了双方的相遇。而另外一方面，全世界榕树种类有 800 多种，每种榕树均有与其协同的传粉榕小蜂，推测不同榕树与其传粉榕小蜂间在化学信息的组成与信息感受方面应存在对应性或专化性，以实现不同榕蜂互惠共生系统的稳定与共存。

传粉榕小蜂为雌雄二型。雌蜂具翅，一生需完成交配、孕卵、采集花粉、飞出繁殖果、寻找适宜榕果产卵或传粉；雄蜂无翅，终生生活于榕果内，作用在于与雌蜂交配和为雌蜂开凿出蜂口。因此，榕蜂育幼传粉繁殖系统中雌蜂至关重要，雌蜂的准确寄主选择是探索其寄主选择机制和理解系统稳定共存的关键。触角是寄生蜂感知外界刺激的最主要器官，在雌蜂寄主定位、寄主识别、产卵等过程中具有重要的作用(Amornsak *et al*., 1998)。因此，我们选择木瓜榕传粉榕小蜂 *Ceratosolen emarginatus* 雌蜂作为研究对象，原因有二，一是木瓜榕传粉榕小蜂个体相对较大，易于开展电生理研究，建立电极连接，解析两者间化学信息的构成与分配；二是木瓜榕可能处于雌雄同株向雌雄异株转化的中间阶段，便于探索不同榕树间化学信息物质的进化特征。实现上述目标需要对木瓜榕传粉榕小蜂雌蜂触角的形态及感器类型、分布和功能进行研究。

1 材料与方法

1.1 雌蜂的收集与保存

采摘即将出蜂的榕果放入纱网袋(120 目)内，待其自然出蜂后，分别采取两种方法加以处理。一种为扫描电镜，出蜂后的传粉榕小蜂雌蜂用乙酸乙酯麻痹，10% 的生理盐水洗涤，然后挑选形态和触角完好者，置于 2% 戊二醛固定液中，4℃ 保存待用，保存时间小于 15 d。另一种是为透射电镜，摘取活的传粉榕小蜂雌蜂的触角，立即置于 3.5% 戊二醛中(pH 7.4，内含少量 4% 多聚甲醛)，于 4℃ 保存备用，保存时间为 3 d。

1.2 电镜观察

电镜观察参照 Li 等(2009)的方法。

扫描电镜是首先将样品用超声波清洁器清洗，然后逐级脱水(50%，75%，95%，无水乙醇，醋酸异戊酯)，脱水后的样品经临界点干燥，于体视镜下摘取触角，按背面和腹面两个位置进行摆放，每个面 6 只触角。最后镀金，用 Philip XL-30 环境扫描电镜观察，扫描电压 15～30 kV。

透射电镜是首先将样品其转移至微型的指型管内，经磷酸缓冲液(0.1 mol/L)洗涤后，转入 1% 锇酸固定液内(4℃，pH 7.4)固定 2 h。然后逐级脱水，还氧丙烷置换 10 min，接着进入环氧树脂(Epon 618)与丙酮构成混合液(1∶1，v/v)中渗透。包埋时，应根据不同感器所在最明显的位置，如柄节的腔锥形感器、梗节的角锥形感器、脊骨突、棒节的板形感器等进行定向包埋，每个部位 2～4 个包埋块。然后挑取固定较好者，经修正后利用超薄切片机(Leica-U)进行切片，再经醋酸铀、柠檬酸铅染色，最后置于透射电镜(JEM-1010)下观察。

1.3 触角感器的命名与测量

关于触角感器的形态分类和命名，依感器位置、表面特征、孔的有无等进行，并参阅 Zacharuk (1985)，Amornsak 等 (1998)，Keil (1999)，

Bleeker 等(2004), Onagbola 和 Fadamiro (2008)的命名原则。感器内部超微结构的命名参照 Zacharuk (1985), Keil (1999), Ochieng 等(2000), Bleeker 等(2004)和 Gao 等(2007)的原则。利用 Photoshop 7.10 对图片进行处理，移除背景色。用 WonderWebware Screen Ruler 测量不同触角感器长、宽或基部直径。

2 结果

2.1 木瓜榕传粉榕小蜂触角的一般形态

木瓜榕传粉榕小蜂触角由柄节、梗节和鞭节 3 部分组成(图 1)。柄节是触角的第 1 部分，外形似三锥体(图 3：A)。梗节为触角第 2 部分，呈圆锥形

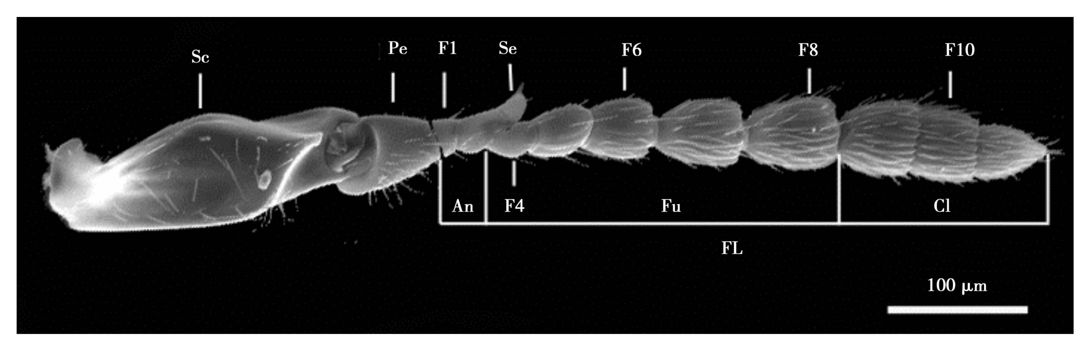


图 1 木瓜榕传粉榕小蜂雌蜂触角整体

Fig. 1 The whole antenna of female *Ceratosolen emarginatus*

Sc：柄节 Scape; Pe：梗节 Pedicel; Se：第 3 鞭小节着生的脊骨突 A spine-like expansion on the 3rd flagellomere; An：环节 Annellus; Fu：索节 Funicle; FL：鞭节 Flagellum; Cl：棒节 Club; F1 – F10：第 1 ~ 10 鞭小节 Flagellomeres 1 – 10 on the flagellum.

(图 3：D, E)。鞭节为触角的第 3 部分，由 11 个鞭小节组成，其中环节 3 节、索节 5 节和棒节 3 节。最为特殊的为第 3 鞭小节，其明显延伸、形成一坚固的脊骨突(spine-like expansion)。

2.2 木瓜榕传粉榕小蜂触角感器类型

根据感器的外部形态和内部超微结构，共鉴定出 7 类 11 种，不同感器的外部形态、分布和数量见图 2 和表 1。

2.2.1 毛形感器(trichoid sensilla, TS)(图 2：a; 图 3：A, B, D, E, G)：是触角上数量最多的感器，分布于触角的所有部分(表 1)。此感器表皮外突部分呈毛状，基部位于臼形窝内，长 42.35 ± 16.97 μm，基部直径 1.98 ± 0.43 μm，顶端常弯曲，表面具有 8 条纵向沟槽。超薄切片显示其为厚壁无孔，感器淋巴腔内未发现树状突(图 4：H)。

2.2.2 刺形感器(chaetica sensilla, ChS)(图 3：A, E)：刚直如刺，长 6.06 ± 3.21 μm，基部直径 1.27 ± 0.86 μm，表面光滑，形态变化较大。该感器常位于节间处，如柄节与触角窝、柄节与梗节的连接处，其他位置少见。超微形态显示其厚壁无孔(图 4：I, K)。

2.2.3 锥形感器 (basiconic sensilla, BS)：锥形感器可分为两种：单孔锥形感器(图 2：b; 图 3：B, F)和多孔锥形感器(图 2：c; 图 3：B, F)。

(1) 单孔锥形感器 (uniporous basiconic sensilla, UBS)：是末端钝圆、具孔的感觉锥，表面具纵形的沟槽，分布于触角第 10、11 鞭小节的末端(表 1)，长 11.21 ± 2.48 μm，直立，明显高于其他类型感器。单孔锥形感器为厚壁结构，感器淋巴腔内发现多个树状突分支，起源于 6 个神经元，有 2 个神经元直达感器末梢，4 个神经元在感器中上部消失(图 4：F)。

(2) 多孔锥形感器 (multiporous basiconic sensilla, MBS)：外部形态似锥，但感器中部近下端略微弯曲，较为粗壮，表面具孔。感器长 10.81 ± 1.82 μm，基部直径 1.77 ± 0.42 μm，多分布于触角第 6 ~ 11 鞭小节处，尤以腹面处最为明显。各鞭小节着生数量不同，2 ~ 8 个(表 1)；以第 10 鞭小节处数量最多，背、腹侧各着生 4 个，对称排列。透射电镜显示其为薄壁多孔，感器淋巴腔内含大量的树状突分支，约为 11 个神经元(图 4：G)。

2.2.4 多孔板形感器 (multiporous placoid sensilla, MPS)：依据形态差异，多孔板形感器划分为长形(图 2：d; 图 3：B)和圆形(图 2：e; 图 3：B)两种。

(1) 长形多孔板形感器(elongated multiporous placoid sensilla, EMPS)：是膜翅目昆虫典型感器，数量仅次于毛形感器(表 1)。形似板状，长 51.46 ± 2.43 μm，宽 6.51 ± 0.87 μm，与触角轴向平行，端

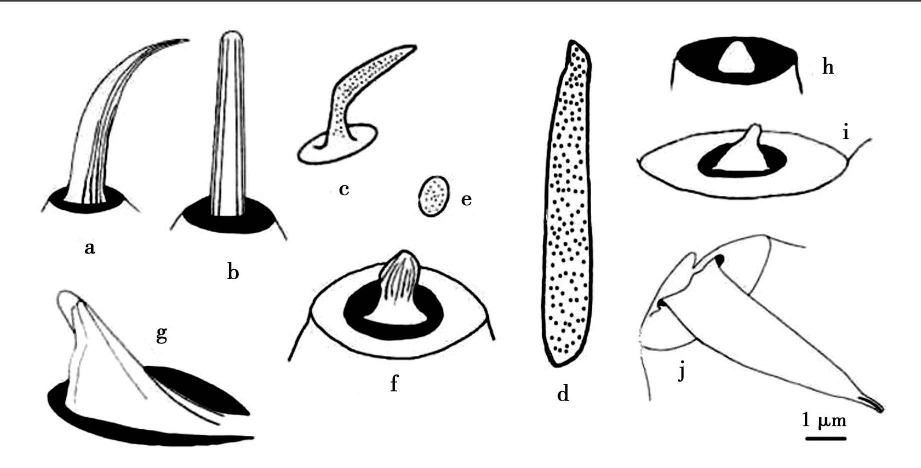


图 2　木瓜榕传粉榕小蜂雌蜂触角感器的模式图

Fig. 2　Diagrams of the main types of sensilla on the antennae of female *Ceratosolen emarginatus*

a：毛形感器 Trichoid sensilla (TS)；b：单孔锥形感器 Uniporous basiconic sensilla (UBS)；c：多孔锥形感器 Multiporous basiconic sensilla (MBS)；d：长形多孔板形感器 Elongated multiporous placoid sensilla (EMPS)；e：圆形多孔板形感器 Rounded multiporous placoid sensilla (RMPS)；f：栓锥形乳突状感器 Basiconic capitate peg sensilla (BCPS)；g：腔锥形感器类型 1 Coeloconic sensilla type 1 (CoS-1)；h：腔锥形感器类型 2 Coeloconic sensilla type 2 (CoS-2)；i：腔锥形感器类型 3 Coeloconic sensilla type 3 (CoS-3)；j：角锥形感器 Sensilla obscura (SO).

表 1　木瓜榕传粉榕小蜂雌蜂触角感器的类型、数量和分布

Table 1　Types, abundance and distribution of different sensilla on the antennae of female *Ceratosolen emarginatus*

感器类型[a] Types of sensilla	柄节 Scape	梗节 Pedicel	鞭节 Flagellum											总数 Total
			环节 Annellus			索节 Funicle					棒节 Club			
			F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	
TS	49	27	2	2	1	2	9	21	52	63	63	63	64	418
ChS	16	4	1	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	22
UBS	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	6	8
MBS	–	–	–	–	–	–	1	2	2	2	2	8	7	24
EMPS	–	–	–	–	–	–	4	9	15	15	15	15	9	82
RMPS	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	3
BCPS	–	–	–	–	–	–	–	1	1	1	2	4	1	10
CoS-1	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
CoS-2	17	–	–	–	6	–	–	–	–	–	–	–	–	23
CoS-3	13	–	–	6	18	–	–	–	–	–	–	–	–	37
SO	–	26	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	26

[a]感器全名参见图 2 The full names of various sensilla refer to Fig. 2.

部与主轴分离，表面分布着大量微孔(28.6 ± 5.8 个/μm^2)。感器附着于触角表面，明显高于触角表皮(图 4：A)，薄壁，含 28 ~ 35 个神经元，位于触角中部的淋巴腔内。树状突分支沿毛细区域延伸，通过隔膜构成的中部通道进入感器淋巴腔内，延伸、分支，纵切感器主轴。每个树状突分支结束于微孔处，微孔与外部环境相连(图 4：B)。

(2) 圆形多孔板形感器 (rounded multiporous placoid sensilla，RMPS)：仅发现于触角第 8 鞭亚节腹部，数量为 3 个(表 1)。该感器外形似椭圆，略高于触角表皮。感器表面光滑，多孔。由于其位置、数量等因素的限制，无法得到其超薄切片，但根据其多孔的特征，应为嗅觉感器。

2.2.5　栓锥形乳突状感器 (basiconic capitate peg sensilla，BCPS) (图 2：f；图 3：B，C)：形似乳突，端部膨大、钝圆，表面具 10 ~ 11 条深纵向的沟槽，基部着生于一个圆形的凹槽内。该感器分布于第 6 ~ 11 鞭小节处，尤以腹面最为明显，一般每个鞭

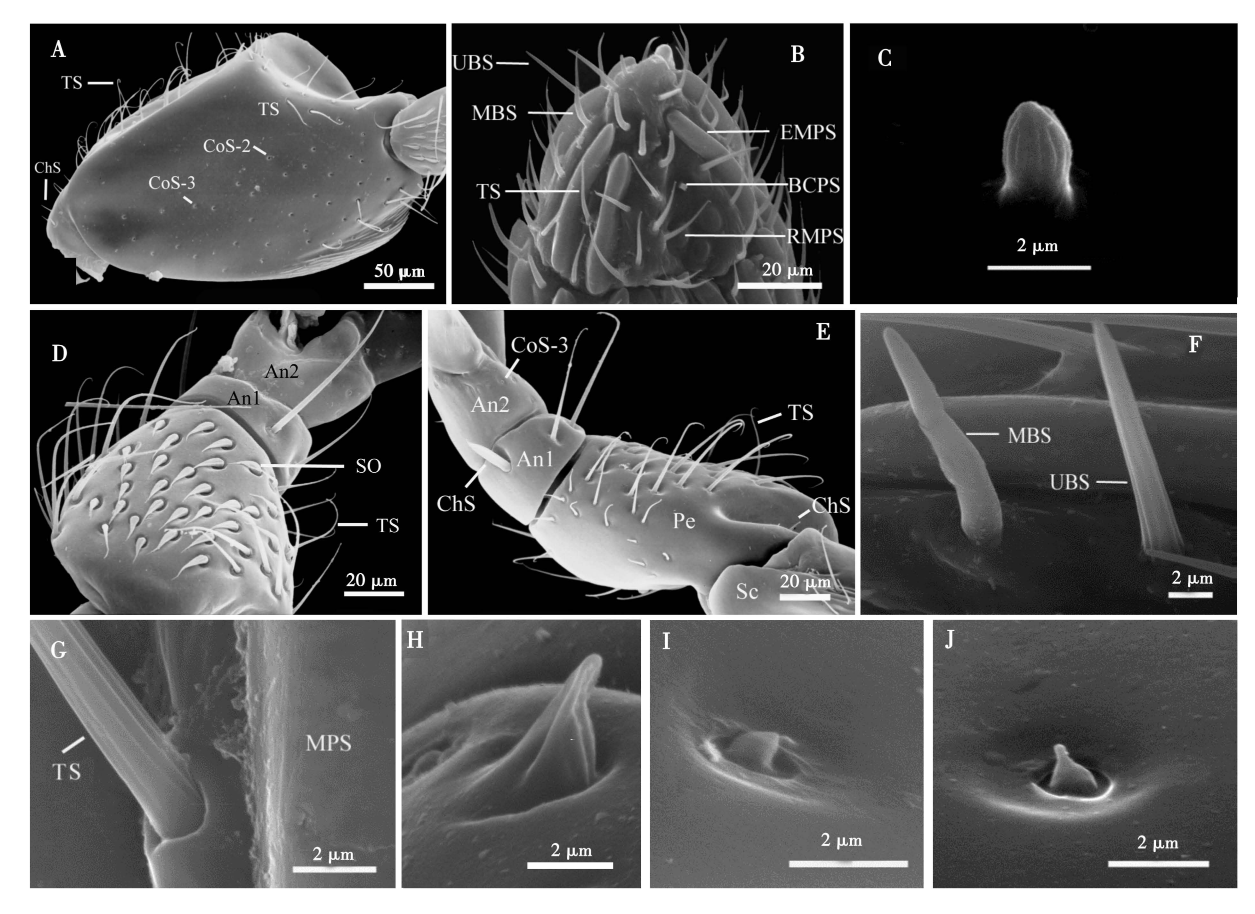


图 3 木瓜榕传粉榕小蜂雌蜂触角感器形态

Fig. 3 Different types of sensilla found on the antennae of female *Ceratosolen emarginatus*

A：柄节及其感器 Scape and sensilla on it；TS：毛形感器 Trichoid sensilla；ChS：刺形感器 Chaetica sensilla；CoS-2：腔锥形感器类型 2 Coeloconic sensilla type 2；CoS-3：腔锥形感器类型 3 Coeloconic sensilla type 3；B：第 11 鞭节及其感器 The eleventh flagellomeres and sensilla on it；UBS：单孔锥形感器 Uniporous basiconic sensilla；MBS：多孔锥形感器 Multiporous basiconic sensilla；EMPS：长形多孔板形感器 Elongated multiporous placoid sensilla；RMPS：圆形多孔板形感器 Rounded multiporous placoid sensilla；BCPS：栓锥形乳突状感器 Basiconic capitate peg sensilla；C：栓锥形乳突状感器的表皮突起部分 The surface of basiconic capitate peg sensilla；D：梗节腹面及其感器 Ventral surface of the pedicel, showing the different types of sensilla；SO：角锥形感器 Sensilla obscura；E：梗节侧面及其感器 Lateral surface of the pedicel, showing the different types of sensilla；An1：环节第 1 亚节 The first subsegment on the annellus；An2：环节第 2 亚节 The second subsegment on the annellus；F：两种锥形感器的表皮突起部分 The surface of uniporous basiconic sensilla and multiporous basiconic sensilla, respectively；G：毛形感器和多孔板形感器的表皮突起部分 The surface of trichoid sensilla and multiporous placoid sensilla (MPS), respectively；H：腔锥形感器类型 1 Coeloconic sensilla type 1 (CoS-1)；I：腔锥形感器类型 2 Coeloconic sensilla type 2 (CoS-2)；J：腔锥形感器类型 3 Coeloconic sensilla type 3 (CoS-3).

小节 1～4 个不等。内部结构显示其厚壁、具孔，感器淋巴腔内发现大量的树状突分支(图 4：A，E)。

2.2.6 腔锥形感器(coeloconic sensilla，CoS)(图 2：g，h，I；图 3：A，E，H，I，J)：该感器腔中央的锥形变异较大，略高于触角表皮。依据锥形的形态、大小、结构，将腔锥形感器划分为 3 种类型。类型 1(CoS-1)仅着生于环节第 2 亚节端部的背侧，即与脊骨突交界处，数量仅为 1 个；形态似耳，表面具 4～5 条纵向沟槽，伸达感器顶端。类型 2(CoS-2)分布于触角柄节和脊骨突上，腔中央的锥形突起较小，略微高于圆形凹槽；其表面光滑，厚壁、无孔，未发现树状突注入感器淋巴腔(图 4：D)。类型 3(CoS-3)常与 CoS-2 混生，感器锥形突起表面光滑，明显高于触角表面，中上部突然收缩变细，端部钝圆；超微形态显示其厚壁、无孔，感器淋巴腔内含有大量的树状突分支(图 4：C)。

2.2.7 角锥形感器 (sensilla obscura，SO)(图 2：j；图 3：D，图 4：J)：形态似锥，表面光滑，无孔；感器基部较为粗壮，末端逐渐变细，略微分叉，指向触角的头部。整个感器平伏于触角表面，位于一个卵圆形的凹槽内，凹槽长度与角锥形感器的长度 基本相当；感器长 12.24 ± 1.18 μm，基部宽

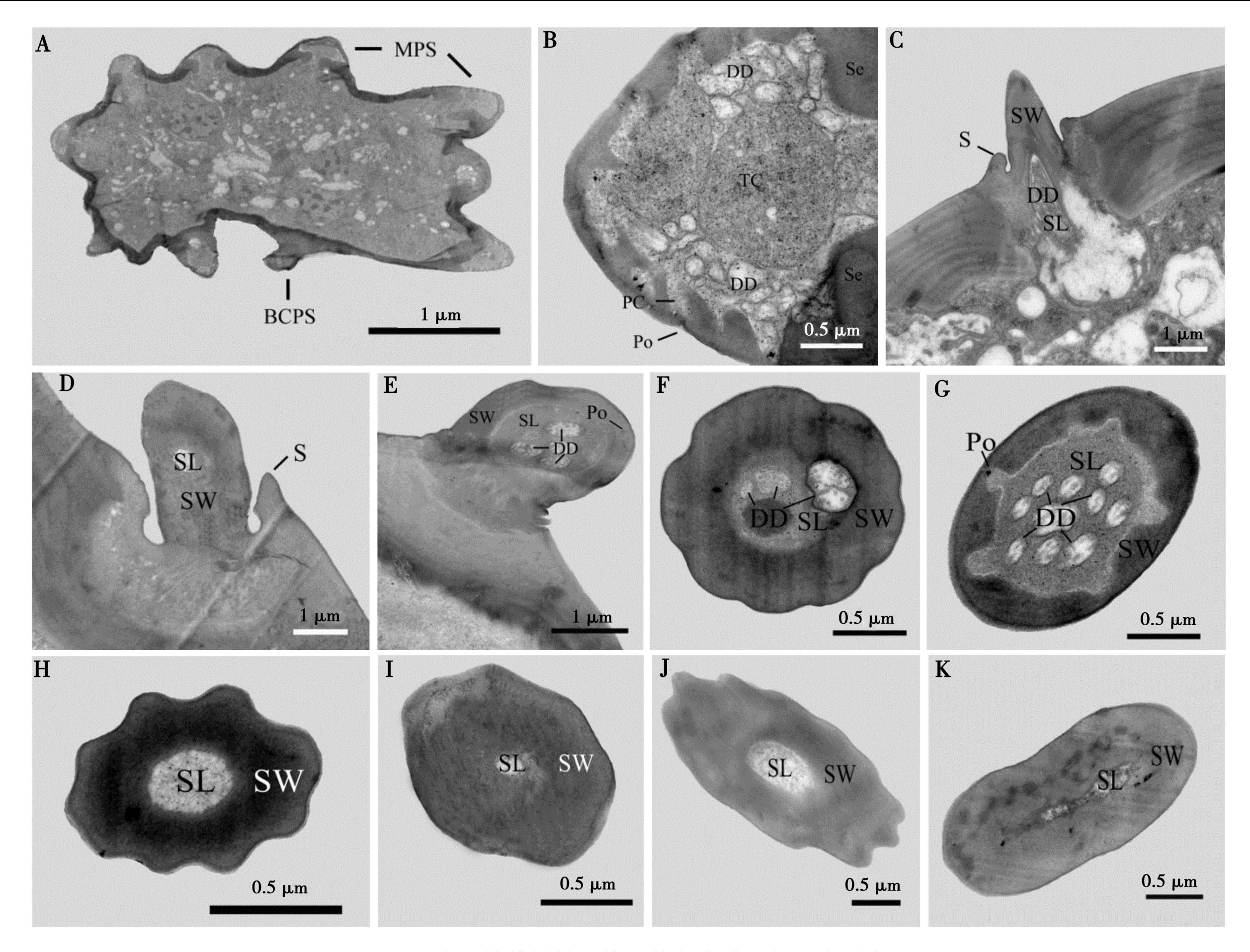


图 4　木瓜榕传粉榕小蜂雌蜂触角感器的超微形态

Fig. 4　Ultramorphology of different sensilla found on the antennae of female *Ceratosolen emarginatus*

A：具多孔板形感器和栓椎形乳突状感器的触角横切面 Transversal section of the antennae with two typical sensilla, multiporous placoid sensilla (MPS) and basiconic capitate peg sensilla (BCPS)；B：长形多孔板形感器的横切面 Transversal section of elongated multiporous placoid sensilla; DD：树状突 Dendrites；Po：孔 Pore；TC：膜原细胞 Trichogen cell；Se：隔膜 Septa；PC：孔腔 Pore chamber；C：腔锥形感器类型 3 的纵切面 Longitudinal section of coeloconic sensilla type 3；S：感器凹槽 Socket；SW：感器壁 Sensillum wall；SL：感器淋巴腔 Sensillum lymph lumen；D：腔锥形感器类型 2 纵切面 Longitudinal section of coeloconic sensilla type 2；E：栓锥形乳突状感器纵切面 Longitudinal section of basiconic capitate peg sensilla；F：单孔锥形感器的横切面 Transversal section of uniporous basiconic sensilla；G：多孔锥形感器横切面 Transversal section of multiporous basiconic sensilla；H：毛形感器横切面 Transversal section of trichoid sensilla；I：刺形感器横切面 Transversal section of chaetica sensilla；J：角锥形感器横切面 Transversal section of sensilla obscura；K：位于环节第 1 亚节处的刺形感器横切面 Transversal section of chaetica sensilla on the first subsegment of annellus.

2.41 ± 0.40 μm，仅分布于梗节的背侧（表 1）。超微形态显示其为厚壁、无孔，没有树状突分支注入感器淋巴腔（图 4：J）。

3　讨论

3.1　触角结构、感器与其适应性

形态是适应选择压力的产物（Darwin，1859）。榕果苞片的排列方式（Verkerke，1989）和开关机制（Chen *et al.*，2001）对传粉榕小蜂进入榕果果腔具有阻碍作用。传粉榕小蜂触角首先接触苞片，然后会弯曲、敲击、撬动（Hossaert-McKey *et al.*，1994），这个撬动工具即为环节第 3 亚节上着生的脊骨突（图 1）。脊骨突帮助传粉榕小蜂撬动一个微小的开口，然后再利用上颚、前后足等着生的附器帮助其进入榕果，切除脊骨突证明传粉榕小蜂即无法进入。另一方面，逆向触角主轴着生的角锥形感器，根据其形态、分布、排列方式、功能等推测其可防止传粉榕小蜂进入榕果时滑脱或提供一个推力。对于整个榕小蜂昆虫来说，脊骨突和角锥形感器仅存在于传粉榕小蜂触角上（Berg and Wiebes，1992；Li *et al.*，2009；Cruaud *et al.*，2010），即使协同传粉榕

小蜂进果的非传粉榕小蜂，如钝叶榕 *F. curtipes* 上的 *Diaziella yangi* 和 *Lipothymus* sp.，高榕 *F. altissima* 上的欺骗者 *Eupristina* sp.，大叶水榕 *F. glaberrima* 上的 *D. bizarrea*，埃及无花果 *F. sycomorus* 上的 *C. galili*（Compton *et al*., 1991；Jousselin *et al*., 2001；Peng *et al*., 2008；Zhang *et al*., 2009）等均未发现脊骨突和角锥形感器。可见，脊骨突和角锥形感器是进果适应性特征，是长期协同进化的结果，与榕蜂育幼传粉繁殖系统的维持与稳定共存有着直接的关系。

3.2 触角感器的类型与功能

一般认为，膜翅目昆虫上的毛形感器为机械性感器（Barlin *et al*., 1981；Keil, 1997b；van Baaren *et al*., 2007）。木瓜榕传粉榕小蜂雌蜂触角上的毛形感器表面具纵向沟槽，Amornsak 等（1998）认为这些纵向的沟槽是由无数的微孔构成的，但超微形态显示其为厚壁无孔，判断其没有嗅觉功能。从毛形感器插入触角表皮和分布方式显示其具机械感器的功能（Ochieng *et al*., 2000）。木瓜榕传粉榕小蜂的毛形感器与淡足侧沟茧蜂 *Microplitis pallidipes* 非常类似（Gao *et al*., 2007），我们推测其具有机械感受功能。由于毛形感器多数集中分布于第 6 ~ 11 鞭小节处（表 1），且高于其他感器，因此推断其对下面着生的化学感器具有一定的保护功能。

刺形感器为机械感器（Schneider, 1964；Isidoro *et al*., 1996；Keil, 1997a, 1997b）。木瓜榕传粉榕小蜂触角上的刺形感器多着生于柄节与触角窝、柄节与梗节交界处，推测其可感知触角的运动和位置，是本体感器。

单孔锥形感器顶端具孔，被视为经典的味觉感器，有的兼具机械功能（van Baaren *et al*., 2007）。单孔锥形感器的分布于木瓜榕传粉榕小蜂雌蜂触角端部，突出触角表面（图 3：B），且着陆榕果表面的榕小蜂常弯曲触角，用端部敲击榕果果面（Hossaert-McKey *et al*., 1994），这样使得单孔锥形感器首先接触榕果表面的信息化合物，利于对榕果时期的精确判断。

多孔锥形感器先前也被作为多孔毛形感器（sensilla trichodea WP）、锥形感器 B（sensilla basiconica B）（Norton and Vinson, 1974），锥形感器 2（basiconica type II）（Navasero and Elzen, 1991），其表面多孔，薄壁，感器淋巴腔含大量的树状突分支，显示其为嗅觉感器（Steinbrecht, 1997；Bleeker *et al*., 2004；Gao *et al*., 2007；van Baaren *et al*., 2007）。

长形多孔板形感器是膜翅目昆虫触角上的最典型的感器类型（Basibuyuk and Quicke, 1999）。一般认为，其多孔的表面可允许气味分子进入感器淋巴腔，通过与触角结合蛋白的耦合而产生信号信息（Steinbrecht, 1997；Calvello *et al*., 2005）。Ochieng 等（2000）利用单感器记录技术证明了长形多孔板形感器为浓度依赖型嗅觉器官，对植物挥发性化合物极为敏感。根据木瓜榕传粉榕小蜂雌蜂触角上的长形多孔板形感器的外部形态、表皮特征、内部结构等，推测其为嗅觉器官，但其神经元的数量（28 ~ 35 个）少于其他小蜂科的寄生蜂（ > 45 个）（Barlin and Vinson, 1981）。Schneider 和 Steinbrecht（1968）认为，多孔板形感器内部存在着两种功能性细胞：一为专一性的，对特定化合物，如性信息素、专化性信息物质较为敏感；二为泛化性的，对脂肪酸衍生物、花香等通用信息物质具有感知力。传粉榕小蜂仅对其专性寄主具有识别能力，推测其神经元细胞可能更趋向或完全转化为专一性，但仍需深入研究。

圆形多孔板形感器多发生在蜜蜂科（Apidae）、胡蜂科（Vespidae）、锤腹姬蜂科（Stephanidae）和长腹蜂科（Pelecinidae）昆虫的触角上，而在榕小蜂科触角上极为罕见（Barlin and Vinson, 1981；Basibuyuk and Quicke, 1999）。微观结构显示其表面多孔，淋巴腔内具有多个神经元细胞，具备感知化学信号的能力（Ochieng *et al*., 2000）。但木瓜榕传粉榕小蜂雌蜂触角上圆形多孔板形感器相对少的数量及其有限的分布（图 3：B，表 1），可能说明其有助于着陆在榕果表面时的寄主识别。

栓锥形乳突状感器具多种嗅觉功能，其感知能力取决于壁的厚度（Steinbrecht, 1997；Bleeker *et al*., 2004；van Baaren *et al*., 2007）。Cônsoli 等（1999）认为厚壁感器对特殊的信息物质（如信息素）更具选择性。本研究中，栓锥形乳突状感器位于雌蜂触角的腹面，而且其柄较短不能突出到其他感器的外面，从而不利于接触榕果表面，所以具有味觉功能的可能性较小。

一般来说，寄生蜂触角上存在两种类型腔锥形感器（Ochieng *et al*., 2000；Bleeker *et al*., 2004），但木瓜榕传粉榕小蜂存在 3 种类型。类型 1 极其罕见，与西方蜜蜂 *Apis mellifera* 触角上的腔锥形感器较为相似（Yokohari *et al*., 1982），锥形表面纵向沟槽可能由大量的微孔构成，允许气味分子达到感器

淋巴腔（Amornsak *et al.*，1998；Hunger and Steinbrecht，1998），表明其为嗅觉器官。但 Yokohari 等（1982）认为这种感器为湿热感器，不具备化学功能。当传粉榕小蜂进入不合适的榕果时，其能从苞片口退出。因此，根据该感器着生位置和形态，腔锥形感器类型 1 应为嗅觉器官。

腔锥形感器类型 2 和 3 类似鳞翅目无孔形腔锥形感器（Faucheux *et al.*，2006；Yang *et al.*，2009）。类型 2 感器淋巴腔内未见树状突分支，而类型 3 感器淋巴腔内树状突丰富，两者混生在柄节和脊骨突上，可能与进入隐头果果腔有关。类型 2 具有压力或本体感受功能（Pophof，1997），类型 3 具有感受湿热的功能（Altner *et al.*，1983），可能对榕果内部的物理状态具感知能力（Grison-Pigé *et al.*，2001）。

角锥形感器为一种适应性感器，仅见于传粉榕小蜂触角（Li *et al.*，2009；Cruaud *et al.*，2010）。Jefferson 等（1970）曾描述一种夜蛾触角上存在一种耳形感器（sensilla auricillica），与角锥形感器有一定的相似性，但两者在形态和分类特征上存在着不同。鳞形感器与角锥形感器在外形有一定的相似，但该感器仅存在于鳞翅目昆虫的翅上（Zacharuk，1985），这显然与角锥形感器差别较大。依据角锥形感器的形态、分布和结构，角锥形感器可能由毛形感器演化而来（Snodgrass，1935），是一个单纯机械感官，有辅助传粉小蜂进入榕果的作用。

3.3　小结

木瓜榕传粉榕小蜂触角感器形态、数量、分布、结构等与同属传粉榕小蜂高度类似，但属间存在明显的不同，特别是化学感器，如长形多孔板形感器（Ware and Compton，1992；Li *et al.*，2009；李宗波等，2009）。这可能源于属间亲缘关系较近，形态上存在共性。而另一方面，专一性榕蜂育幼繁殖系统要求传粉榕小蜂必须识别特定的寄主榕树，意味着寄主特异性化学信息的识别与化学感器的外部形态和排列方式无关，而与感器内部的神经元空间刺激模式或专性气味突触有关（Aldworth and Stopfer，2012），从而指导飞行昆虫的神经定位（Krishnan *et al.*，2012）。因此，下一步结合电生理技术和神经行为学技术，将有助于我们了解传粉榕小蜂寄主选择和化学信息利用模式。

致谢　法国 INRA-UMR 中心的 Jean-Yves Rasplus 教授帮助鉴定榕小蜂，德国昆虫学家 Thomas Keil 教授对触角感器的分类、功能探讨等提出许多意见，英国利兹大学的 Steve G. Compton 教授帮助修改了英文摘要，在此表示衷心的感谢。

参考文献（References）

Aldworth ZN, Stopfer M, 2012. Olfactory coding: tagging and tuning odor-activated synapses for memory. *Curr. Biol.*, 22(7): R227 – R229.

Altner H, Schaller-Selzer L, Stetter H, Wohlrab I, 1983. Poreless sensilla with inflexible sockets: a comparative study of a fundamental type of insect sensilla probably comprising thermo- and hygroreceptors. *Cell Tissue Res.*, 234(2): 279 – 307.

Amornsak W, Cribb B, Gordh G, 1998. External morphology of antennal sensilla of *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 27(2): 67 – 82.

Barlin MR, Vinson BS, 1981. Multiporous plate sensilla in antennae of the Chalcidoidea (Hymenoptera). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 10(1): 29 – 42.

Barlin MR, Vinson SB, Piper GL, 1981. Ultrastructure of the antennal sensilla of the cockroach-egg parasitoid, *Tetrastichus hagenowii* (Hymenoptera: Eulophidae). *J. Morphol.*, 168(1): 97 – 108.

Basibuyuk HH, Quicke DLJ, 1999. Gross morphology of multiporous plate sensilla in the Hymenoptera (Insecta). *Zool. Scr.*, 28(1 – 2): 51 – 67.

Berg CC, Wiebes JT, 1992. African Fig Trees and Fig Wasps. North-Holland, New York.

Bleeker MAK, Smid HM, van Aelst AC, van Loon JJA, Vet LEM, 2004. Antennal sensilla of two parasitoid wasps: a comparative scanning electron microscopy study. *Microsc. Res. Tech.*, 63(5): 266 – 273.

Calvello M, Brandazza A, Navarrini A, Dani FR, Turillazzi S, Felicioli A, Pelosi P, 2005. Expression of odorant-binding proteins and chemosensory proteins in some Hymenoptera. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 35(4): 297 – 307.

Chen C, Song QS, Zhang GM, Peng YQ, Wang QY, Yang DR, 2004. Chemical attraction of fig volatiles to their pollinating fig wasps. *Acta Ecologica Sinica*, 24(12): 2794 – 2798. [陈春，宋启示，张光明，彭艳琼，王秋艳，杨大荣，2004. 榕果挥发物对传粉榕小蜂的吸引作用. 生态学报，24(12): 2794 – 2798]

Chen YR, Chou LS, Wu WJ, 2001. Regulation of fig wasps entry and egress: the role of ostiole of *Ficus microcarpa* L. *Formosan Entomol.*, 21(2): 171 – 182.

Compton S, Holton K, Rashbrook V, van Noort S, Vincent S, 1991. Studies of *Ceratosolen galili*, a non-pollinating agaonid fig wasp. *Biotropica*, 23(2): 188 – 194.

Cônsoli FL, Kitajima EW, Parra JRP, 1999. Sensilla on the antenna and ovipositor of the parasitic wasps *Trichogramma galloi* Zucchi and *T. pretiosum* Riley (Hym., Trichogrammatidae). *Microsc. Res. Tech.*, 45(4 – 5): 313 – 324.

Cruaud A, Jabbour-Zahab R, Genson G, Cruaud C, Couloux A, Kjellberg F, van Noort S, Rasplus JY, 2010. Laying the

foundations for a new classification of Agaonidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), a multilocus phylogenetic approach. *Cladistics*, 26 (4): 359-387.

Darwin C, 1859. The Origin of Species by Means of Natural Selection: or, the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray, London.

Dufaÿ M, Anstett MC, 2003. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: evolutionary variations on a theme. *Oikos*, 100(1): 3-14.

Faucheux MJ, Kristensen NP, Yen SH, 2006. The antennae of neopseustid moths: morphology and phylogenetic implications, with special reference to the sensilla (Insecta, Lepidoptera, Neopseustidae). *Zool. Anz.*, 245(2): 131-142.

Gao Y, Luo LZ, Hammond A, 2007. Antennal morphology, structure and sensilla distribution in *Microplitis pallidipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Micron*, 38(6): 684-693.

Gibernau M, Hossaert-McKey M, Frey J, Kjellberg F, 1998. Are olfactory signals sufficient to attract fig pollinators? *Ecoscience*, 5 (3): 306-311.

Grison-Pigé L, Salager JL, Hossaert-McKey M, Roy J, 2001. Carbon allocation to volatiles and other reproductive components in male *Ficus carica* (Moraceae). *Am. J. Bot.*, 88(12): 2214-2220.

Harrison RD, Rasplus JY, 2006. Dispersal of fig pollinators in Asian tropical rain forests. *J. Trop. Ecol.*, 22(6): 631-639.

Hossaert-McKey M, Gibernau M, Frey J, 1994. Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomol. Exp. Appl.*, 70(2): 185-191.

Hossaert-McKey M, Soler C, Schatz B, Proffit M, 2010. Floral scents: their roles in nursery pollination mutualisms. *Chemoecology*, 20 (2): 75-88.

Hunger T, Steinbrecht RA, 1998. Functional morphology of a double-walled multiporous olfactory sensillum: the sensillum coeloconicum of *Bombyx mori* (Insecta, Lepidoptera). *Tissue Cell*, 30(1): 14-29.

Isidoro N, Bin F, Colazza S, Vinson SB, 1996. Morphology of antennal gustatory sensilla and glands in some parasitoids Hymenoptera with hypothesis on their role in sex and host recognition. *J. Hymenoptera Res.*, 5: 206-239.

Jefferson RN, Rubin RE, McFarland SU, Shorey HH, 1970. Sex pheromones of noctuid moths. XXII. The external morphology of the antennae of *Trichoplusia ni*, *Heliothis zea*, *Prodenia ornithogalli*, and *Spodoptera exigua*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 63(5): 1227-1238.

Jousselin E, Rasplus JY, Kjellberg F, 2001. Shift to mutualism in parasitic lineages of the fig/fig wasp interaction. *Oikos*, 94(2): 287-294.

Keil TA, 1997a. Comparative morphogenesis of sensilla: a review. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 26(3-4): 151-160.

Keil TA, 1997b. Functional morphology of insect mechanoreceptors. *Microsc. Res. Tech.*, 39(6): 506-531.

Keil TA, 1999. Morphology and development of the peripheral olfactory organs. In: Hansson BS ed. Insect Olfaction. Springer-Verlag, New York. 5-47.

Kjellberg F, Doumesche B, Bronstein JL, 1988. Longevity of a fig wasp (*Blastophaga psenes*). *Proc. K. Ned. Akad. Wet. C*, 91(2): 117-122.

Krishnan A, Prabhakar S, Sudarsan S, Sane SP, 2012. The neural mechanisms of antennal positioning in flying moths. *J. Exp. Bot.*, 215(17): 3096-3105.

Li ZB, Yang P, Peng YQ, Yang DR, 2009. Antennal sensilla of female fig pollinator *Ceratosolen* sp. and its ecological implication. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(6): 941-950. [李宗波, 杨培, 彭艳琼, 杨大荣, 2009. 苹果榕传粉小蜂雌性触角感器及其生态学意义. 昆虫知识, 46(6): 941-950]

Li ZB, Yang P, Peng YQ, Yang DR, 2009. Ultrastructure of antennal sensilla of female *Ceratosolen solmsi* Marchali (Hymenoptera: Chalcidoidea: Agaonidae: Agaoninae). *Can. Entomol.*, 141(5): 463-477.

Navasero RC, Elzen GW, 1991. Sensilla on the antennae, foretarsi and palpi of *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 93(3): 737-747.

Norton WN, Vinson SB, 1974. Antennal sensilla of three parasitic Hymenoptera. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 3(3-4): 305-316.

Ochieng SA, Park KC, Zhu JW, Baker TC, 2000. Functional morphology of antennal chemoreceptors of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Arthropod. Struct. Dev.*, 29 (3): 231-240.

Onagbola EO, Fadamiro HY, 2008. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Pteromalus cerealellae* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Micron*, 39(5): 526-535.

Peng YQ, Duan ZB, Yang DR, Rasplus JY, 2008. Co-occurrence of two *Eupristina* species on *Ficus altissima* in Xishuangbanna, SW China. *Symbiosis*, 45 (1-3): 9-14.

Pophof B, 1997. Olfactory responses recorded from sensilla coeloconica of the silkmoth *Bombyx mori*. *Physiol. Entomol.*, 22(3): 239-248.

Powell W, Poppy G. 2001. Host location by parasitoids. In: Woiwood IP, Reynolds DR, Thomas CD eds. Insect Movement: Mechanisms and Consequences. Proceedings of the Royal Entomological Society's 20th Symposium. CABI Publishing, London. 111-128.

Schneider D, 1964. Insect antennae. *Annu. Rev. Entomol.*, 9(1): 103-122.

Schneider D, Steinbrecht RA, 1968. Checklist of insect olfactory sensilla. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 23: 279-297.

Snodgrass RE, 1935. Principles of Insect Morphology. McGraw-Hill, New York. 39-65.

Steinbrecht RA, 1997. Pore structures in insect olfactory sensilla: a review of data and concepts. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 26 (3-4): 229-245.

van Baaren J, Boivin G, Bourdais D, Roux O, 2007. Antennal sensilla of hymenopteran parasitic wasps: variations linked to host exploitation behavior. In: Méndez-Vilas A, Díaz J eds. Modern Research and Educational Topics in Microscopy. Formatex, Badajoz. 345-352.

Verkerke W, 1989. Structure and function of the fig. *Cell. Mol. Life Sci.*, 45(7): 612-622.

Ware AB, Compton SG, 1992. Repeated evolution of elongate multiporous plate sensilla in female fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae: Agaoninae). *Proc. K. Ned. Akad. Wet. C*, 95(2): 275-292.

Wiebes JT, 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 10(1): 1-12.

Yang H, Yan SC, Liu D, 2009. Ultrastructural observations on antennal sensilla of *Coleophora obducta* (Meyrick) (Lepidoptera: Coleophoridae). *Micron*, 40(2): 231-238.

Yokohari F, Tominaga Y, Tateda H, 1982. Antennal hygroreceptors of the honey bee, *Apis mellifera* L. *Cell Tissue Res.*, 226(1): 63-73.

Zacharuk RY, 1985. Antennae and sensilla, In: Kerkut GA, Gilbert LI eds. Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology. Pergamon Press, London. 1-69.

Zhang F, Peng Y, Compton S, Zhao Y, Yang D, 2009. Host pollination mode and mutualist pollinator presence: net effect of internally ovipositing parasite in the fig-wasp mutualism. *Naturwissenschaften*, 96(4): 543-549.

（责任编辑：武晓颖）